Die Infloreszenzen der Juncaceae

C.P. KÖBELE und H.-J. TILLICH

Zusammenfassung:
KÖBELE, C.P. & TILLICH, H.-J.: Die Infloreszenzen der Juncaceae. – Sendtnera 7: 137–161. 2001. ISSN 0944–0178.

Es wird der Infloreszenzbau von Vertretern aller Gattungen der Juncaceae s.l. (*Juncus, Luzula, Prionium, Marsippospermum, Rostkovia, Distichia, Oxychloe* und *Patosia*) analysiert. In der Literatur wurden die Blütenstände der Familie bisher mit Begriffen wie z.B. Rispe (Panicula), Trichterrispe (Spirre, Anthela) oder Drepanium (Sichel) beschrieben. Da diese Termini monotelen Synfloreszenzbau suggerieren, wird der Frage nachgegangen, ob bei den Juncaceen tatsächlich monotele Synfloreszenzen vorkommen. Bei *Prionium* und bei *Juncus* subgen. *Juncus* ist polyteler Bau offenkundig, da die Baueinheiten (Floreszenzen) des Blütenstandes mehrblütige, offene Ähren bzw. Köpfchen darstellen. In *Juncus* subgen. *Poiophylli* sowie bei allen anderen Gattungen finden sich distal an jeder Achse Einzelblüten, die an ihrer Basis von zwei Brakteen begleitet werden. Diese Blüten wurden bisher als terminal, die sie begleitenden Brakteen als Vorblätter bezeichnet. Es werden jetzt Befunde vorgelegt, die diese Einzelblüten mitsamt ihren Brakteen eindeutig als einblütige, terminal offene Ährchen ausweisen. Damit ist für die gesamte Familie polyteler Synfloreszenzbau nachgewiesen. Reduktionstendenzen führen einerseits zur Beschränkung der Blütenbildung auf die Hauptfloreszenz (mehrblütig z.B. bei *Juncus triglumis*, einblütig bei *Marsippospermum* und *Rostkovia*), andererseits zur Prolifikation und Blütenbildung nur noch an Paracladien (*Oxychloe, Patosia* und *Distichia*). Bei *Luzula* sect. *Gymnodes* sind die Paracladien differenziert in distale Kurzparacladien, die zu einem Ährchen 2. Ordnung zusammentreten, und proximale Langparacladien, die das Verhalten der distalen Region der Hauptachse wiederholen. Das Achsensystem des Gesamtblütenstandes ist bei *Prionium* dem einer monotelen Kegelrispe analog, die Infloreszenz muss korrekt als Paniculodium bezeichnet werden. Bei reicher verzweigten *Juncus*-Arten sowie bei den Sektionen *Anthelaea* und *Pterodes* von *Luzula* entspricht das Achsensystem der Infloreszenz dem einer monotelen Trichterrispe, der Blütenstand ist ein Anthelodium.

Das Drepanium ist ein Spezialfall des Verzweigungsmusters eines Paracladiums. Es entsteht durch die monochasiale Verkettung von Sympodialgliedern, die jeweils außer einem adossierten Vorblatt nur ein weiteres Blatt und distal ein einblütiges Ährchen tragen. Das Drepanium wurde nur in den Sektionen *Caespitosi* und *Tenageia* von *Juncus* gefunden.

Infloreszenzen nach dem Muster des Paniculodiums und des Anthelodiums, die starke Tendenz zur Bildung einblütiger Ährchen und deren Zusammentreten zu Ährchen 2. Ordnung stimmen bis in viele Details mit den entsprechenden Mustern der Cyperaceae überein.

Abstract:
A detailed analysis of the inflorescence structure of members of all genera of Juncaceae s.l. is presented (*Prionium, Juncus, Luzula, Marsippospermum, Rostkovia, Oxychloe, Patosia, Distichia*). In the literature the inflorescences of the family are mostly interpreted as panicles or anthelas, details are described using vaguely defined terms as cymose, racemose, or drepanium. Most of these terms suggest a monotelic structure of the inflorescence, which would be very unusual among derived Monocots. This problem stimulated the present study. The basic elements of the inflorescence in *Prionium* and *Juncus* subgen. *Juncus* are many-flowered, terminally open spikelets or small heads (fig. 13a). In these cases the complete system is undoubtedly a polytelic synflorescence. In *Juncus* subgen. *Poiophylli* and in all the other genera the main axis, as well as all branches, bear a distal, solitary flower embraced with two bracts. This structure represents an one-flowered spikelet. The only flower develops in the axil of the lower bract and takes a pseudoterminal position. The axil of the upper bract is empty. These one-flowered spikelets are arranged in *Juncus* subgen. *Poiophylli* and in the sections *Anthelaea* and *Pterodes* of *Luzula* in the same manner as the multi-flowered spikelets in *Prionium* and *Juncus* subgen. *Juncus* (fig. 13b). Thus all members of the family have polytelic synflorescences. At family level several tendencies of reduction of the branching system are found. All paracladia may be suppressed, flowers are developed only in the main florescence, either multi-flowered, e.g. in *Juncus triglumis* (fig. 13d), or one-flowered, as in *Marsippospermum* and *Rostkovia* (fig. 13e). In other cases the main florescence fails to develop, the vegetative main axis grows permanently, and flowers are developed only at paracladia (*Distichia, Rostkovia, Patosia*; fig. 13f). *Luzula* sect. *Gymnodes* has two kinds of paracladia. The distal ones are short paracladia, forming a spike of second order, the proximal ones are long paracladia, which repeat the behaviour of the distal area of the main axis (fig. 13c).

The branching system of the complete inflorescence of *Prionium* is analogous to that of a monotelic panicle, the inflorescence is correctly termed a paniculodium, i.e. the polytelic analogon to the monotelic panicula. The complete inflorescences of most *Juncus* species and of the sections *Anthelaea* and *Pterodes* of *Luzula* are analogous to the monotelic anthela and have to be termed an anthelodium. The drepanium is a specialized case of a branching system of a paracladium. The sympodial elements of it consist of an axis with an adaxial prophyll, one further bract and a distal, obviously always one-flowered, spikelet. In our material we have found a drepanium only in the sections *Caespitosi* and *Tenageia* of *Juncus*. Among Cyperaceae inflorescences similar to those of the Juncaceae are found. These include typical paniculodia, anthelodia, and one-flowered spikelets, which are often crowded forming a spikelet of second order.

1. Einleitung

In der traditionellen Umgrenzung gehören zu den Juncaceae die beiden weltweit verbreiteten Gattungen *Juncus* und *Luzula* sowie die südhemisphärischen Gattungen *Distichia, Marsippospermum, Oxychloe, Patosia, Rostkovia* und *Prionium*. Das in der Kapprovinz endemische *Prionium* wurde kürzlich von MUNRO & LINDER (1998) als monotypische Familie Prioniaceae von den Juncaceae abgetrennt.

Die reichblütigen Infloreszenzen von *Juncus, Luzula* und *Prionium* werden allgemein als Rispe (Panicula) bzw. Spirre (Anthela, Trichterrispe) bezeichnet. Rispe und Spirre sind eindeutig definiert als monotele Synfloreszenzen (vgl. TROLL 1964b, S. 152). Eine erhebliche Verwirrung der Terminologie entsteht durch die Benutzung des Begriffspaares cymos/racemos für die Juncaceen-Blütenstände. NOVARA (1976) beschreibt die Infloreszenzen von *Juncus* Subgenus *Poiophylli* als cymos, die des Subgenus *Juncus* als racemos. Diese Terminologie übernehmen auch SNOGERUP (1993) und BALSLEV (1996). Bezüglich der präzisen Definition und Verwendung der Begriffe cymos bzw. Cyme sei auf die Arbeit von MÜLLER-DOBLIES et al. (1992) verwiesen. BALSLEV (1998) verstärkt die begriffliche Ver-

wirrung noch, wenn er meint, einige *Juncus*-Arten hätten „determinate sympodial panicles" (!). Monotelie ist auch zu vermuten, wenn er angibt: „*Rostkovia* and *Marsippospermum* have a solitary, perfect, terminal flower".

Ein weiteres Problem liegt in dem für einige *Juncus*-Arten so typischen Drepanium (Sichel). MÜLLER-DOBLIES et.al. (1992) haben zwar geklärt, dass dieses sympodiale System nicht zu den Cymen gehört, da die Verzweigung nicht aus der Achsel eines Vorblattes erfolgt. Andererseits bezweifeln sie nicht, dass die distale Blüte jedes Sympodialgliedes eine terminale Position hat und vermuten, dass das Drepanium von einem reicher verzweigten System herzuleiten ist: „the drepanium of *Juncus* has in any case to be derived from richer branched, i.e. paniculate structures with a racemose branching". Die Frage nach der möglichen Monotelie bleibt damit wiederum offen.

Zweifel am Vorkommen von Monotelie bei den Juncaceen ergeben sich zunächst aus der Tatsache, dass die Teilblütenstände einiger *Juncus*-Arten einfache, offene Ähren bzw. Köpfchen (Floreszenzen) darstellen. Diese Arten weisen einen ganz klar polytelen Synfloreszenzbau auf. Es müssten also innerhalb einer Familie und sogar innerhalb einer Gattung monotele und polytele Synfloreszenzen nebeneinander vorkommen.

BUCHENAU (1890) hat die beiden Verzweigungstypen bereits genau erkannt und die Arten der Gattung *Juncus* daraufhin in die informellen Gruppen *Flores prophyllati* und *Flores eprophyllati* untergliedert. VIERHAPPER (1930) blieb bei dieser Gliederung. Erst KIRSCHNER et al. (1999) haben den Sachverhalt nomenklatorisch bereinigt und die Subgenera *Juncus* und *Poiophylli* mit insgesamt zehn Sektionen beschrieben (s. Tab. 1).

Tabelle 1: Die taxonomische Gliederung der Gattung *Juncus* L. (nach KIRSCHNER et al. 1999).
Table 1: The taxonomic subdivision of the genus *Juncus* L. (after KIRSCHNER et al. 1999).

Juncus L. subgenus ***Juncus***	***Juncus*** L. subgenus ***Poiophylli*** Buchenau
1. sect. *Juncus*	7. sect. *Tenageia* Dumort.
2. sect. *Graminei* (Engelm.) Engelm.	8. sect. *Steirochloa* Griseb.
3. sect. *Caespitosi* Cout.	9. sect. *Juncotypus* Dumort.
4. sect. *Stygiopsis* Kuntze	10. sect. *Forskalina* Kuntze
5. sect. *Ozophyllum* Dumort.	
6. sect. *Iridifolii* Snogerup & Kirschner	

Beim Subgenus *Poiophylli* trägt jeder blattachselständige, einblütige Ast ein grundständiges, adossiertes Vorblatt sowie, direkt unter der distalen Blüte, zwei weitere Brakteen, die in der Bestimmungsliteratur fälschlich ebenfalls als Vorblätter bezeichnet werden. Beim Subgenus *Juncus* besitzen die Einzelblüten des mehrblütigen Ährchens keine Blattorgane an ihrem Blütenstiel, sie stehen direkt in der Achsel eines Tragblattes. BUCHENAU (1890) hatte sich schon Gedanken über die phylogenetischen Beziehungen zwischen den beiden Infloreszenztypen gemacht. Er hält zunächst die flachblättrigen Juncaceae für die ursprünglichen Sippen. Die Blüten vieler Arten dieser Gruppe sind durch je zwei Brakteen, die auch BUCHENAU als Vorblätter bezeichnet, eingehüllt. Als spezielle Modifikation findet man in der Gattung *Luzula* z.T. das Phänomen der Trunkation der Hauptachse und, bei manchen Blüten, gleichzeitig den Ausfall der oberen Braktee. BUCHENAU sieht darin ein Indiz für den Übergang vom Infloreszenztyp des Subgenus *Poiophylli* zu dem des Subgenus *Juncus*: „In dieser Richtung ist es nun bedeutungsvoll, dass bei den *Luzula*-Arten, deren Blüten in Ähren oder Köpfchen zusammengedrängt sind, sich eine Neigung zum Schwinden der Vorblätter zeigt. Wenn dieses Schwinden fortschritte, so würden zuletzt vorblattlose Blüten in den Achseln von Hochblättern vorhanden sein. Aus diesem Grund glaube ich annehmen zu dürfen, dass die *Juncus*-Arten mit vorblättrigen Blüten die ältere Gruppe bilden. Ich nehme daher auch an,

dass der Urtypus der Juncaceen vorblättrige Blüten hatte und dass er also den *Juncis poiophyllis* entsprach" (S. 53f.).

Übertragen in die heutige Terminologie bedeutet dies: Der Grundtypus der Infloreszenz der Juncaceen besitzt aus den Achseln von Tragblättern entspringende Paracladien, die an ihrer Basis je ein adossiertes Vorblatt tragen und in einer Terminalblüte enden. Direkt unterhalb dieser Blüte stehen zwei Brakteen. Durch den Ausfall der beiden Brakteen und des Vorblattes, zusätzliche Trunkation der Hauptachse und Verkürzung der Internodien der Seitenäste sind die Ähren bzw. Köpfchen der Untergattung *Juncus* entstanden (Abb. 1a, b). Sie entsprächen damit einer monotelen Rumpfsynfloreszenz.

Das vermeintliche Vorkommen der phylogenetisch ursprünglichen Monotelie inmitten der ganz überwiegend polytelen Monocotylen (Ausnahmen wohl nur bei wenigen Alismatidae und den Burmanniaceae, s. Troll 1964a, 1969) hat eine gründlichere Untersuchung angeregt. Mit der vorliegenden Arbeit wird versucht, Antwort auf zwei Fragen zu geben:

1. Kommen bei den Juncaceae tatsächlich monotele Synfloreszenzen vor?
2. Welche phylogenetische Beziehung besteht zwischen den verschiedenen Infloreszenzen der Familie?

2. Material und Methoden

Die Untersuchungen erfolgten zum größten Teil an frischen Pflanzen oder an konserviertem Material (70% Ethanol), das von C. P. Köbele 1999–2000 gesammelt worden ist. Von diesen Herkünften wurden Belegexemplare im Herbarium des Instituts für Systematische Botanik der LMU-München (MSB) hinterlegt. Zusätzlich wurde Herbarmaterial aus der Botanischen Staatssammlung München (M) untersucht. Das für die vorliegende Arbeit herangezogene Material ist in Tab. 2 zusammengestellt. Es umfasst alle Gattungen der Familie, aus der Gattung *Juncus* konnten Beispiele aus 8 der insgesamt 10 Sektionen berücksichtigt werden.

Für die morphologischen Analysen und zum Zeichnen wurde ein Stereomikroskop Leica Wild MZ 8 mit Zeichenspiegel verwendet. Die Aufriss-Diagramme der Infloreszenzen wurden mit dem Programm CorelDraw am Computer erstellt. Um die Übersichtlichkeit zu gewährleisten, werden alle Achsen mit gestreckten Internodien dargestellt, Achsenstauchungen und Übergipfelungen bleiben in den Schemata weitgehend unberücksichtigt. Über die verwendeten Symbole gibt Abb. 1c Auskunft. Um die Orientierung in den z.T. sehr komplexen Infloreszenzen zu erleichtern, sind alle Blätter und Blüten der Hauptachse jeweils schwarz ausgefüllt. Rudimentäre Blüten sind nur als Blütenstiel dargestellt.

Tabelle 2: Das Untersuchungsmaterial.
Table 2: The investigated material.

Art	Herkunft und Beleg
Distichia muscoides Nees & Meyen	Bolivien, Depto. La Paz, T. Feuerer & H. Preiss Nr. 4760a, 10.8.1980.
Juncus acutiflorus Ehrh. ex Hoffm.	Deutschland, Bayern, Landkr. FFB, Köbele Nr.23.
Juncus articulatus L. em. Richter	Deutschland, Bayern, Landkr. FFB, Köbele Nr.24 u. 40.
Juncus articulatus L. em. Richter	Marokko, Hoher Atlas, Oukaimeden, Köbele Nr. 31.
Juncus bufonius L.	Deutschland, Bayern, Landkr. FFB, Köbele Nr. 38.
Juncus capensis C. P. Thunberg	Südafrika, Cape Province, W. Griess Nr. 1214, 10.11.1946.
Juncus capitatus Weigel	Deutschland, Bayern, Mittelfranken, O. Prechtelsbauer s. n., Juli 1886.
Juncus capitatus Weigel	Deutschland, Bayern, Unterfranken, Aug. Vill s. n., 8.8.1896.
Juncus castaneus SM.	Österreich, Kärnten, Joh. Drobny s. n., 21.7.1922.
Juncus castaneus SM.	Österreich, Tirol, Merxmüller & Wiedmann s. n., 21.7.1957.
Juncus conglomeratus L. em. Leers	Deutschland, Bayern, Landkr. FFB, Köbele Nr. 11, 18, 19 u. 20.
Juncus inflexus L.	Deutschland, Bayern, Landkr. FFB, Köbele Nr. 6, 10 u. 14.

Art	Herkunft und Beleg
Juncus inflexus L.	Marokko, Hoher Atlas, Köbele Nr. 32 u. 34.
Juncus inflexus L.	Marokko, Mittlerer Atlas, Köbele Nr. 35.
Juncus maritimus L.	Marokko, Antiatlas, Köbele Nr. 28.
Juncus maritimus L.	Marokko, Hoher Atlas, Köbele Nr. 33.
Juncus punctorius L. fil.	Marokko, Mittlerer Atlas, Köbele Nr. 36.
Juncus tenuis Willd.	Deutschland, Bayern, Landkr. FFB, Köbele Nr. 21 u. 39.
Juncus triglumis L.	Deutschland, Bayern, Allgäuer Alpen, E. Dörr s. n., 21.8.1970.
Juncus triglumis L.	Deutschland, Bayern, Blauberge, W. Lippert & J. Sellmair s. n., 8.9.1976
Luzula campestris (L.) DC.	Deutschland, Bayern, Landkr. STA, Köbele Nr. 15.
Luzula campestris (L.) DC.	Deutschland, Sachsen-Anhalt, Harz, Köbele Nr. 25.
Luzula campestris (L.) DC.	Italien, Trentino, Köbele Nr. 27.
Luzula forsteri (SM.)DC.	kultiviert im Bot. Garten München, Köbele Nr. 41
Luzula glabrata (Hoppe) Desv.	Deutschland, Bayern, Landkr. BGL, Köbele Nr. 26.
Luzula luzuloides (Lamk.) Dandy & Wilmott	Deutschland, Bayern, Landkr. FFB, Köbele Nr. 1, 2, 9 u. 12.
Luzula multiflora (Ehrh.)Ley.	Deutschland, Bayern, Landkr. FFB, Köbele Nr. 8.
Luzula pilosa (L.) Willd.	Deutschland, Bayern, Landkr. FFB, Köbele Nr. 3, 4, 7 u. 17.
Luzula pilosa (L.) Willd.	Deutschland, Bayern, Landkr. STA, Köbele Nr.16.
Marsippospermum grandiflorum J. D. Hooker	Chile, Prov. Nuble, E. Werdermann Nr. 302, März 1927.
Oxychloe andina Phil.	Chile, Prov. Atacama, E. Werdermann Nr. 937, Jan. 1926.
Patosia clandestina (Phil.) Buch.	Chile, Prov. Malleco, H. Merxmüller s. n., 27.12.1968.
Prionium serratum L. fil.	Südafrika, Cape Province, P. Goldblatt Nr. 3277, 3.11.1974.
Rostkovia magellanica (Lamk.) J. D. Hooker	South Georgia Islands, Vill Nr. 26, 8.1.1983.

3. Ergebnisse

3.1. Allgemeines zum Bau der Infloreszenzen

Bei den reich verzweigten Arten von *Juncus* und *Luzula* nimmt, ebenso wie bei *Prionium*, der Verzweigungsgrad der Paracladien von proximal nach distal kontinuierlich ab. Die Tragblätter der unteren Paracladien sind noch laubblattartig (frondos) gestaltet, zur Infloreszenzspitze hin werden sie rasch kleiner und erreichen schließlich brakteose Gestalt. Jedes Paracladium trägt basal ein meist deutlich zweikieliges, adossiertes Vorblatt. Das Epipodium ist bei *Juncus* und *Luzula* meist deutlich gestreckt, wodurch die Abstammungsachse übergipfelt wird (Abb. 1c). In der Gattung *Prionium* fehlt die Übergipfelung. Bei stärkeren Paracladien sind zwischen das Vorblatt und die unter den Blüten stehenden Brakteen noch weitere Blätter eingefügt. Wie an der Hauptachse sind diese Blätter proximal noch frondos und werden distal brakteos. Aus den Achseln dieser Blätter erfolgt weitere Verzweigung. Nur bei wenigen Arten entspringt auch aus der Vorblattachsel ein Bereicherungstrieb.

Die Ährchen des Subgenus *Juncus* sind nach einem einheitlichen Prinzip gebaut. Jede Blüte steht in der Achsel eines Tragblattes (Braktee). Auf das letzte fertile Tragblatt folgen entweder mehrere Brakteen, in deren Achseln nur verkümmerte und distal schließlich überhaupt keine Blüten stehen, oder nur eine einzige sterile Braktee ohne Spur einer Blüte. Die Zahl der Blüten pro Ährchen nimmt an Paracladien steigender Ordnung kontinuierlich ab. Die letzten Verzweigungen reichblütiger Infloreszenzen entwickeln oft nur noch Floreszenzen mit drei oder zwei Blüten. Immer folgt aber der obersten Blüte noch mindestens eine sterile Braktee. Im Extremfall wird die Floreszenz auf eine einzige Blüte reduziert. Dies wird am Beispiel von *Juncus maritimus* in Abb. 2 demonstriert. Das einblütige Ährchen ist nicht von den mit zwei Brakteen umhüllten Blüten des Subgenus *Poiophylli* oder der Gattung *Luzula* zu unter-

scheiden. Schon diese Beobachtung führte uns zu der Vermutung, dass in der Familie die mit zwei Brakteen umgebenen Einzelblüten als einblütige Ährchen zu interpretieren sind. In den Verzweigungsschemata ist diese Interpretation bereits berücksichtigt (s. Abb. 1c). Zusätzliche Argumente werden weiter unten in der Diskussion vorgestellt.

Unter Zugrundelegung dieser Arbeitshypothese können die Gattungen mit reichblütigen Infloreszenzen (*Juncus, Luzula, Prionium*) in zwei Hauptgruppen zusammengefasst werden (Abb. 3). Infloreszenzen der Hauptgruppe 1 besitzen mehrblütige Ährchen, diejenigen der Hauptgruppe 2 nur einblütige Ährchen. Subtypen sind in beiden Fällen danach zu unterscheiden, ob zumindest kräftige Exemplare eine Verzweigung aus der Achsel des adossierten Vorblattes hervorbringen (Gruppe 1a bzw. 2a), oder ob die Vorblattachsel immer steril bleibt (Gruppe 1b bzw. 2b). Wenn ein Paracladium aus der Achsel eines Vorblattes gebildet wird, bleibt es stets deutlich schwächer als die aufwärts folgenden. In der Hauptgruppe 2 tritt zusätzlich noch eine dritte Variante auf, bei der einblütige Ährchen zu dichten Ähren 2. Ordnung zusammentreten (Gruppe 2c, s. Tab. 3).

Tabelle 3: Die Zuordnung der im Text behandelten Juncaceen-Taxa zu den beschriebenen Infloreszenzformen.
Table 3:Assignment of the taxa dealt with in the text to the inflorescence types.

Hauptgruppe 1 vielblütige Ährchen		
Gruppe 1a mit Verzweigung aus der Vorblatt-Achsel	Gruppe 1b ohne Verzweigung aus der Vorblatt-Achsel	
Prionium *P. serratum*		
Juncus subgen. *Juncus*		
sect. *Juncus* *J. maritimus* sect. *Caespitosi* *J. capitatus*	sect. *Graminei* *J. capensis* sect. *Stygiopsis* *J. castaneus* *J. triglumis* sect. *Ozophyllum* *J. acutiflorus* *J. articulatus* *J. punctorius*	
Hauptgruppe 2 einblütige Ährchen		
Gruppe 2a mit Verzweigung aus der Vorblatt-Achsel	Gruppe 2b ohne Verzweigung aus der Vorblatt-Achsel	Gruppe 2c Floreszenzen 2. Ordnung
Juncus subgen. *Poiophylli*		
sect. *Tenageia* *J. bufonius* sect. *Juncotypus* *J. conglomeratus* *J. inflexus*	sect. *Steirochloa* *J. tenuis*	
	Luzula sect. *Anthelaea* *L. glabrata* *L. luzuloides* *Luzula* sect. *Pterodes* *L. forsteri* *L. pilosa*	*Luzula* sect. *Gymnodes* *L. campestris* *L. multiflora*

3.2. Infloreszenzen mit mehrblütigen Ährchen (Hauptgruppe 1)

Durch Blütenstände dieses Typs sind die Gattung *Prionium* sowie *Juncus* subgenus *Juncus* charakterisiert.

Gruppe 1a. Die Blütenstände sind dadurch gekennzeichnet, dass die Paracladien auch aus der Achsel von Vorblättern Seitenäste entwickeln können. Dieses Verhalten findet sich besonders an den proximalen Paracladien bei Arten mit reich verzweigten Infloreszenzen. Als Beispiel ist der Blütenstand von *Juncus maritimus* (Sektion *Juncus*) wiedergegeben (Abb. 4). Bei Arten mit nur wenig verzweigten Blütenständen der Sektion *Caespitosi* wurden Vorblatt-Achselsprosse nur vereinzelt festgestellt. Sie treten fakultativ bei besonders kräftigen Individuen an einzelnen Paracladien auf. Der annuelle *Juncus capitatus* besitzt stets nur ein einziges Paracladium dicht unterhalb der Hauptfloreszenz (Abb. 5a, b). An kräftigen Individuen kann aus dessen Vorblatt-Achsel ein Paracladium 2. Ordnung hervorgehen (Abb. 5c, d). Dies wurde auch schon von BUCHENAU (1865) und von v. LAMPE (1996) beschrieben. Ein insgesamt vermutlich ursprüngliches Verhalten zeigt die Gattung *Prionium*. Die Hauptachse der Infloreszenz und die stärkeren Paracladien haben gestreckte Internodien und bleiben dominant gegenüber allen ihren Seitenachsen. Die für *Juncus*- und *Luzula*-Arten so typische Übergipfelung fehlt hier noch vollkommen. Die Hemmung der Seitenachsen höherer Ordnung führt dazu, dass deren Floreszenzen zu dichten Knäueln zusammengedrängt werden (Abb. 5e, f).

Gruppe 1b. Bei den hierher gehörenden Blütenständen wurden selbst bei reichlicher Verzweigung keine Seitenachsen in der Achsel von Vorblättern gefunden. Dieses Verhalten trifft in der Gattung *Juncus* auf die untersuchten Arten der Sektionen *Graminei*, *Ozophyllum* und *Stygiopsis* zu. Nicht nur im Bau der Blütenstände, sondern auch bei den vegetativen Merkmalen sind die Grenzen zwischen diesen drei Sektionen fließend. Die Abgrenzung gegeneinander ist schwierig (vgl. KIRSCHNER et al. 1999). In Abb. 6a ist als Beispiel ein für die ganze Gruppe typischer Blütenstand von *Juncus articulatus* (sect. *Ozophyllum*) im schematischen Aufriss wiedergegeben. Durch eine oft nur geringe Neigung zur Verzweigung zeichnen sich die in Mitteleuropa heimischen Vertreter der Sektion *Stygiopsis* aus (Abb. 6b). Im Extremfall unterbleibt die Bildung von Paracladien vollkommen, so dass der gesamte Blütenstand auf die Hauptfloreszenz beschränkt ist. Ein bekanntes Beispiel hierfür ist der alpine *Juncus triglumis* (sect. *Stygiopsis*). Bei dieser Art fällt auf, dass hier, im Gegensatz zu den meisten Arten der Gattung, die Blüten häufig deutlich gestielt sind (Abb. 6c).

3.3. Infloreszenzen mit einblütigen Ährchen (Hauptgruppe 2)

Einblütige Ährchen sind kennzeichnend für die Gattung *Luzula* sowie für *Juncus* subgenus *Poiophylli*. Außerdem gehören hierher alle fünf südhemisphärischen Gattungen der Juncaceae s.str. Bei diesen tritt allerdings die Besonderheit auf, dass die gesamte Infloreszenz auf ein einziges einblütiges Ährchen reduziert ist. Deshalb sollen diese Gattungen gesondert besprochen werden (s. u.).

Gruppe 2a. Typische Beispiele für diesen Infloreszenztyp finden sich in der Sektion *Juncotypus*, zu der die weit verbreiteten Arten *Juncus effusus*, *J. inflexus* und *J. conglomeratus* gehören. Sie sind durch reichblütige Infloreszenzen gekennzeichnet, bei denen Seitenzweige auch aus der Achsel der Vorblätter proximaler Paracladien gebildet werden (Abb. 6d, 7). Erst an distalen Paracladien bzw. an Paracladien höherer Verzweigungsordnung bleiben die Vorblätter steril. Außer in der Sektion *Juncotypus* wurde dieses Verzweigungsverhalten nur noch bei der aus annuellen Arten bestehenden Sektion *Tenageia* beobachtet. So sind z.B. bei *Juncus bufonius* an nicht zu schwachen Exemplaren regelmäßig Vorblatt-Achselsprosse zu beobachten (Abb. 8). Dies ist eine interessante Parallele zu der ebenfalls aus annuellen Arten bestehenden Sektion *Caespitosi* (Subgenus *Juncus*), bei der auf der Basis der Infloreszenz-Gruppe 1a ebenfalls die Vorblattachseln fertil sein können (vgl. Abb. 5c, d). Hier bietet sich die Spekulation an, dass Annuelle den Nachteil ihrer kurzen Lebensdauer durch Aus-

schöpfung aller Verzweigungsmöglichkeiten und damit maximaler Blüten- und Samenproduktion ausgleichen.

Gruppe 2b. Unter den *Juncus*-Arten mit einblütigen Ährchen wurden Infloreszenzen mit fehlender Verzweigung aus den Vorblattachseln in unserem Material nur bei *J. tenuis* (Sect. *Steirochloa*) gefunden (Abb. 9a). Für die Gattung *Luzula* scheint dieses Merkmal dagegen konstitutiv zu sein. Selbst sehr reich verzweigte Infloreszenzen, wie die von *Luzula glabrata* (Sektion *Anthelaea*) zeigten niemals eine Verzweigung aus der Achsel von Vorblättern (Abb. 9b). In der Sektion *Pterodes* ist der Verzweigungsgrad geringer. Da die Epipodien der Paracladien sich erheblich strecken, wirken die Blütenstände sehr locker (Abb. 10a). Die Vorblattachseln bleiben aber auch hier stets steril.

Gruppe 2c. In der *Luzula*-Sektion *Gymnodes* weisen die Blütenstände einen von den übrigen Vertretern der Gattung abweichenden, offenbar stark abgeleiteten Bau auf. Die Paracladien sind in zwei scharf voneinander getrennte Typen geschieden: Im distalen Bereich der Synfloreszenz stehen Kurzparacladien, die jeweils nur ein Vorblatt und das einblütige Ährchen besitzen. Insbesondere an den distalen Gliedern fällt häufiger die obere, sterile Braktee des Ährchens aus. Die Kurzparacladien stehen dicht gedrängt und bilden dadurch ein Ährchen bzw. ein Köpfchen 2. Ordnung. Proximal folgen Langparacladien, die das Verhalten des distalen Abschnitts der Hauptachse wiederholen. Ihr Vorblatt ist jeweils nahe der Basis inseriert. Auf das verlängerte Epipodium folgen zahlreiche brakteose Tragblätter, in deren Achseln Kurzparacladien nach dem Muster der Hauptachse stehen (vgl. Abb. 3, 10d). Als weitere Besonderheit ist festzuhalten, dass das terminale Ährchen der Hauptachse und der Langparacladien häufig nicht mehr ausgebildet wird. Stattdessen findet man im Distalbereich der Achse nur noch einige sterile Brakteen (Abb. 10c, d). Es handelt sich hier um eine fakultative Trunkation der Synfloreszenz, die oft auch auf die Langparacladien übergreift.

3.4. Die Infloreszenzen der südhemisphärischen Gattungen

Rostkovia und *Marsippospermum*. Die beiden circum-antarktisch verbreiteten Gattungen sind einander habituell sehr ähnlich. Sie tragen eine einblütige Infloreszenz, die durch ein schaftartiges Internodium weit emporgehoben wird (Abb. 11a). Die Blüte wird von zwei Brakteen begleitet. Bei *Rostkovia* ist die untere Braktee laubblattartig gestaltet und überragt die Blüte deutlich (Abb. 11b). *Marsippospermum* fällt durch den Besitz der größten Blüten der Familie auf, trägt unter der Blüte aber nur eine oder zwei winzige Brakteen (Abb. 11c). Die Infloreszenz ist in beiden Fällen als einblütiges Ährchen zu interpretieren. Die gesamte Synfloreszenz ist auf die einblütige Hauptfloreszenz reduziert, Paracladien werden nicht mehr angelegt.

Distichia, Oxychloe und *Patosia*. Die drei Gattungen sind als Polsterpflanzen auf hochandine Lebensräume beschränkt. Bis auf eine *Oxychloe*-Art sind sie alle diözisch. Die einblütigen Infloreszenzen aller drei Gattungen entspringen jeweils der Achsel eines Laubblattes im distalen Bereich des vegetativen Sprosses. Bei *Distichia* und *Patosia* wird die männliche Infloreszenz durch ein lang gestrecktes Epipodium deutlich über das Polster emporgehoben (Abb. 11f). Die weibliche Infloreszenz bleibt dagegen in der Blattachsel verborgen, es werden nur die Narben im freien Luftraum exponiert. Bei *Oxychloe* sind die Blüten beiderlei Geschlechts etwa gleich lang gestielt (Abb. 11d). Direkt unterhalb der Blüte stehen in der Regel zwei Brakteen, *Patosia* besitzt aber nur noch eine Braktee. Für *Distichia* gibt VIERHAPPER (1930) 1–2 Brakteen an, BALSLEV (1996) spricht von 2–4 Brakteen. In dem von uns untersuchten Material fanden sich stets zwei Brakteen. Das Gesamtbild deutet auch in diesen drei Gattungen wieder darauf hin, dass es sich bei den Infloreszenzen um einblütige Ährchen handelt. Die Infloreszenzen aller drei Gattungen sind jeweils als Paracladium mit einer einblütigen Cofloreszenz aufzufassen. Die gesamte Synfloreszenz ist auf ein einziges, einblütiges Paracladium reduziert, die Hauptachse proliferiert (Abb. 11e, g).

4. Diskussion

4.1. Das einblütige Ährchen

Entscheidend für das Verständnis der Juncaceen-Infloreszenzen ist die Deutung der von zwei Brakteen begleiteten Einzelblüte. Die vergleichende Analyse hat uns zu der in sich widerspruchsfreien Auffassung geführt, dass diese Blüte, zusammen mit den zwei Brakteen, ein einblütiges Ährchen repräsentiert. Obwohl der entwicklungsgeschichtliche Nachweis für die axilläre Anlegung der pseudoterminalen Blüte noch aussteht, sprechen die morphologischen Beobachtungen deutlich für diese Interpretation.

Ein erstes Argument gegen die Terminalität der Einzelblüte liefern Ährchen von *Luzula* Sektion *Gymnodes*, bei denen die obere Braktee ausgefallen ist. Der Anschluss der Blattspirale des äußeren Perigonkreises einer Terminalblüte müsste sich stets nach dem zuletzt unter der Blüte angelegten Blatt richten. Tatsächlich zeigt das Perigon aber eine festliegende Position zur unteren Braktee, egal, ob die obere angelegt wird oder nicht. Abb. 12a zeigt diagrammatisch den Normalfall mit zwei Brakteen. Es fällt auf, dass die obere Braktee etwas aus der Mediane verschoben ist. Von den Organen des äußeren Perigonkreises liegt das innerste direkt vor der unteren Braktee. Das ist die gleiche Position wie bei den Achselblüten von *Juncus* subgen. *Juncus*. Wenn die obere Braktee ausfällt, ändert sich an dieser Stellung nichts (Abb. 12b). Die Blüte ist mit der unteren Braktee in genau der Weise korreliert, wie es für eine Achselblüte zu fordern ist.

In diesem Zusammenhang ist noch einmal an den in Abb. 2c dargestellten Fall zu erinnern, bei dem ein Ährchen von *Juncus maritimus* (*Juncus* subgen. *Juncus*) bis auf eine Blüte verarmt ist. Es kann kein Zweifel daran bestehen, dass es sich hierbei um ein einblütiges Ährchen handelt. Die einzige verbliebene Blüte ist in eine pseudoterminale Position gedrängt. Aus dem Vergleich mit den zunehmend verarmenden Ährchen des Gesamtblütenstandes ist kein anderer Schluss zu ziehen, als dass die Blüte der Achsel der unteren Braktee entspringt, und dass ihr aufwärts, als letztes Organ der terminal offenen Achse, eine sterile Braktee folgt. Dass die Einzelblüten der übrigen Juncaceen einschließlich der Arten von *Juncus* subgen. *Poiophylli* tatsächlich einem Ährchen homolog sind, wird durch einen weiteren Befund gestützt: Bei der Analyse eines Blütenstandes von *Juncus conglomeratus* fand sich ein Ährchen, das statt der üblichen Einzelblüte zwei Blüten entwickelt hatte (Abb. 7, 12c). Auf die zweite (distale) Blüte folgte auch hier wieder eine sterile Braktee. Dieses Ährchen unterscheidet sich nicht von einem auf zwei Blüten verarmten Ährchen des *Juncus maritimus* (vgl. Abb. 12c und d).

4.2. Zur Typologie und Phylogenie der Juncaceen-Synfloreszenz

Wenn die von zwei Brakteen umfassten Einzelblüten der Juncaceen je einem Ährchen entsprechen, gehören alle Blütenstände der Familie dem Typus der polytelen Synfloreszenz an. Die Floreszenzen sind Ährchen bzw. Köpfchen, die bis zur Einblütigkeit reduziert sein können. Die Anordnung der ein- oder mehrblütigen Floreszenzen im Gesamtverzweigungssystem erfolgt analog der Anordnung von terminalen Einzelblüten in monotelen Systemen. Dadurch ergibt sich in den reicher verzweigten Blütenständen eine täuschende Ähnlichkeit zu bestimmten monotelen Synfloreszenzen. Der an eine Kegelrispe erinnernde Blütenstand von *Prionium* hat tatsächlich ein der Rispe (Panicula) entsprechendes Achsensystem, trägt aber am Ende jeder Achse statt der für die Rispe zu fordernden Endblüte eine offene Floreszenz. Bei den reicher verzweigten *Juncus*-Arten sowie bei *Luzula* sect. *Anthelaea* und sect. *Pterodes* sind die Hauptachse und die Achsen der großen Paracladien so stark gestaucht, dass sie von ihren jeweiligen Seitenachsen deutlich übergipfelt werden. Auf diese Weise entsteht ein Achsensystem, das mit dem einer Trichterrispe bzw. Spirre vollkommen identisch ist. Wiederum unterscheidet sich der Blütenstand aber von der Trichterrispe (Anthela) dadurch, dass er am Ende jeder Achse statt der Terminalblüte eine offene Floreszenz trägt. TROLL (1968, S. 94) hat für diese polytelen Blütenstände, die ein Analogon zu entsprechenden Monotelen

darstellen, die Begriffe Paniculodium bzw. Anthelodium vorgeschlagen. Mit diesen Begriffen sind die Blütenstände von *Prionium* bzw. von *Juncus* und *Luzula* treffend zu bezeichnen.

Erst auf der Basis des Anthelodiums ist auch ein spezieller Paracladientyp, das Drepanium (die sogenannte Sichel), zu verstehen. Es handelt sich hierbei um äußerst spezialisierte, sympodial verzweigte Paracladien mit einer größeren Anzahl wiederholter Übergipfelungen. Voraussetzung für die Entstehung eines Drepaniums ist die fortlaufende Bildung besonders gestalteter, stets gleichbleibender Sympodialglieder. Jedes dieser Glieder muss ein adossiertes Vorblatt, ein mit einem Divergenzwinkel von 180° folgendes weiteres Blatt und das distale Ährchen besitzen. Das zwischen dem Vorblatt und dem Ährchen stehende Blatt fällt somit immer abaxial in die Medianebene und steht genau über dem Tragblatt des jeweiligen Sympodialgliedes. Nur aus der Achsel des zwischen dem Vorblatt und dem Ährchen stehenden Blattes erfolgt die weitere Verzweigung (s. z.B. Pc2 in Abb. 8). Diese fixierte Blatt- und Verzweigungsfolge konnte in unserem Material bisher nur bei Vertretern mit einblütigen Ährchen, und zwar in den Sektionen *Tenageia* und *Steirochloa* gefunden werden (vgl. Abb. 8 und 9a). Das Drepanium kennzeichnet keinesfalls generell die Gattung *Juncus* und findet sich offenbar überhaupt nicht in der Gattung *Luzula*.

Überlegungen zu den Beziehungen zwischen den Blütenstandstypen der Juncaceae s.l. sind schematisch in Abb. 13 dargestellt. Am ursprünglichsten dürften die Infloreszenzen von *Prionium* mit mehrblütigen Ährchen, reicherer Verzweigung und gestreckten Internodien sein (Abb. 13a). Den prinzipiell gleichen Bau haben auch noch die Infloreszenzen von *Juncus* subgen. *Juncus*, nur wird das äußere Erscheinungsbild durch die Achsenstauchung und die sich daraus ergebenden Übergipfelungen modifiziert. Von hier aus sind mehrere Wege der Verarmung und/oder der Spezialisierung zu erkennen. Durch Wegfall der Paracladien resultiert eine auf die Hauptfloreszenz reduzierte Synfloreszenz, wie sie etwa von *J. triglumis* repräsentiert wird (Abb. 13d). Bei *Juncus* subgen. *Poiophylli* und allen übrigen Gattungen sind die Floreszenzen einblütig geworden. Mehr oder weniger, zum Teil aber sehr reich verzweigt sind die Infloreszenzen von *Juncus* subgen. *Poiophylli* sowie von *Luzula* sect. *Anthelaea* und *Pterodes* (Abb. 13b). Bei *Luzula* sect. *Gymnodes* sind die blühenden Seitenäste in distale Kurzparacladien und proximale Langparacladien differenziert (Abb. 13c). Dazu kommt eine deutliche Tendenz zur Verrumpfung (Trunkation). Dieses Muster findet sich in vielen Familien mit polytelem Synfloreszenzbau (vgl. WEBERLING 1981). Durch Verarmung bis zur Einblütigkeit der gesamten Synfloreszenz sind die in kühlen Klimaten der Südhemisphäre beheimateten Gattungen gekennzeichnet. *Marsippospermum* und *Rostkovia* besitzen nur noch die einblütige Hauptfloreszenz, während die Paracladienbildung völlig unterdrückt wird (Abb. 13e). Durch das Merkmal der Prolifikation sind die Gattungen *Distichia*, *Oxychloe* und *Patosia* gekennzeichnet. Die Blütenbildung ist dadurch nur noch an Paracladien möglich. Jeder blühende Spross dieser Gattungen besitzt nur noch ein einziges, einblütiges Kurzparacladium (Abb. 13f).

Mit diesen Vorstellungen werden die Annahmen von BUCHENAU (1890) vom Kopf auf die Füße gestellt (vgl. Abb. 1a, b). Bei der Gegenüberstellung von *Juncus* subgen. *Poiophylli* (Abb. 1a) und *Juncus* subgen. *Juncus* (Abb. 1b) muß der Pfeil von rechts nach links weisen. Außerdem ist nicht das einblütige Paracladium im Subgenus *Poiophylli* einer axillären Einzelblüte des Ährchens von Subgenus *Juncus* homolog. Vielmehr entspricht das dreiblütige Ährchen in Abb. 1b dem distalen, einblütigen Ährchen in Abb. 1a. Um ganz genau zu sein: Die Blüte des terminalen Ährchens in Abb. 1a entspricht der untersten Blüte des Ährchens in Abb. 1b.

4.3. Vergleich mit dem Infloreszenzbau der Cyperaceae

Als sehr eng verwandt mit den Juncaceae s.l. gelten die Cyperaceae und die Thurniaceae. Zu diesem Ergebnis führen sowohl intensive Analysen aller klassischen Merkmale (DAHLGREN & RASMUSSEN 1983, DAHLGREN et al. 1985, SIMPSON 1995) als auch jüngste molekulare

Analysen (DUVALL et al. 1993, LINDER & KELLOGG 1995, CHASE et al. 2000, MUASYA et al. 2000). Eine Analyse der kugelförmig-kompakten Blütenstände von *Thurnia* steht noch aus. Infloreszenzen der Cyperaceae sind dagegen schon häufig untersucht worden. Aus neuerer Zeit sind die Arbeiten von BROWNING & GORDON-GRAY (1999), EITEN (1976), KUKKONEN (1984, 1986, 1994), TIMONEN (1998), VEGETTI (1992, 1994) sowie VEGETTI & TIVANO (1991) zu nennen. Nachdem vielfach Ährchen mit echten Terminalblüten beschrieben worden sind (z.B. KOYAMA 1971), ist inzwischen für die meisten derartigen Fälle Pseudoterminalität zumindest sehr wahrscheinlich gemacht worden. Für die ganze Familie darf wohl polyteler Bau der Infloreszenzen angenommen werden. Es bleiben nur ganz wenige unklare Fälle, wie z. B. *Scirpodendron* und die sehr aberrante Gattung *Chrysitrix*, die eine scheinbar terminale Blüte besitzen, bei denen aber aus vergleichenden Gründen ebenfalls Pseudoterminalität anzunehmen ist (GOETGHEBEUR 1998).

Die elementare Baueinheit der Synfloreszenz der Cyperaceen ist das Ährchen. Wie bei den Juncaceen ist es im ursprünglichen Fall mehrblütig. Es trägt manchmal basal, häufig aber distal sterile Spelzen. Weit verbreitet ist die Tendenz zur Reduktion auf die Einblütigkeit (EITEN 1976, GOETGHEBEUR 1998). Besonders in diesen Fällen nimmt die einzig verbleibende Blüte eine pseudoterminale Position ein, distal der einzigen fertilen Braktee steht auch hier noch eine sterile Braktee (EITEN 1976, vgl. Abb. 12e, f). Ähnlich wie bei *Luzula* sect. *Gymnodes* treten die einblütigen Ährchen oft zu Ährchen 2. Ordnung zusammen (z.B. die weiblichen „Ähren" von *Carex*). Eine weitere Parallele zu den Juncaceae besteht in der Organisation des Gesamtblütenstandes. Er ist im ursprünglichen Fall nach dem Muster einer elongaten Rispe gebaut und stellt ein Paniculodium dar (z. B. *Rhynchospora*, s. RAYNAL 1971). Mehrfach ist daraus das polytele Analogon der Trichterrispe hervorgegangen. Die Infloreszenzen von *Scirpus*, *Cyperus* oder *Bolboschoenus* liefern dafür anschauliche Beispiele. Auf diese Infloreszenzen wenden z.B. RAYNAL (1971) und GOETGHEBEUR (1998) noch den Terminus „anthèle" bzw. „anthela" an, während KUKKONEN (1994) und BROWNING & GORDON-GRAY (1999) sie zutreffend als Anthelodium bezeichnen.

Diese kurze Übersicht macht deutlich, dass die Infloreszenzen der Juncaceae und der Cyperaceae in vielen Merkmalen übereinstimmen. Die nahe Verwandtschaft beider Familien kann jetzt auch mit dem Merkmalsbereich der Blütenstände gut belegt werden.

Literatur

BALSLEV, H. 1996: Juncaceae. – Flora Neotropica 68. New York.
– 1998: Juncaceae. – In: KUBITZKI, K. (ed.): The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. IV: Flowering Plants. Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae), 252–260. Berlin.
BROWNING, J. & GORDON-GRAY, K.D. 1999: The inflorescence in southern African species of *Bolboschoenus* (Cyperaceae). – Ann. Bot. Fenn. 36: 81–97.
BUCHENAU, F. 1865: Der Blüthenstand der Juncaceen. Jahrb. Wiss. Bot. 4: 385–435.
– 1890: Monographia Juncacearum. Leipzig.
CHASE, M.W. et al. 2000: Higher-level systematics of the monocotyledons: an assessment of current knowledge and a new classification. – In: WILSON, K.L., MORRISON, A. (eds.): Monocots. Systematics and Evolution, 3–16. Melboune.
DAHLGREN, R., CLIFFORD, H.T. & YEO, P.F. 1985: The families of the Monocotyledons. Berlin.
– & RASMUSSEN, F.N. 1983: Monocotyledon evolution: Characters and phylogenetic estimation. – In: HECHT, M.K., WALLACE, B. & PRANCE, G.T. (eds.): Evolutionary Biology 16: 255–395. New York.
DUVALL. M.R. et al. 1993: Phylogenetic hypothesis for the monocotyledons constructed from *rbc*L sequence data. – Ann. Missouri Bot. Gard. 80: 607–619.

Eiten, L.T. 1976: Inflorescence units in the Cyperaceae. – Ann. Missouri Bot. Gard. 63: 81–112.

Goetghebeur, P. 1998: Cyperaceae. – In: Kubitzki, K. (ed.): The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. IV: Flowering Plants. Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (exept Gramineae), 141–190. Berlin.

Kirschner, J., Novara, L.J., Novikov, V.S., Snogerup, S. & Kaplan, Z. 1999: Supraspecific division of the genus *Juncus* (Juncaceae). – Folia Geobot. Phytotax. 34: 377–390.

Koyama, T. 1971: Systematic interrelationships among Sclerieae, Lagenocarpeae and Mapanieae (Cyperaceae). – Mitt. Bot. Staatssamml. München 10: 604–617.

Kukkonen, I. 1984: On the inflorescence structure in the family Cyperaceae. – Ann. Bot. Fenn. 21: 257–264.

– 1986: Special features of the inflorescence in the family Cyperaceae. – Ann. Bot. Fenn. 23: 107–120.

– 1994: Definition of descriptive terms for the Cyperaceae. – Ann. Bot. Fenn. 31: 37–43.

Lampe, M. v. 1996: Wuchsform, Wuchsrhythmus und Verbreitung der Arten der Zwergbinsengesellschaften. Dissertationes Botanicae 266.

Linder, H.P. & Kellogg, E.A. 1995: Phylogenetic patterns in the commelinid clade. – In: Rudall, P.J., Cribb, P.J., Cutler, D.F. & Humphries, C.J. (eds.): Monocotyledons. Systematics and Evolution, 473–496. Kew.

Muasya, A.M., Simpson, D.A., Chase, M.W. & Culham, A. 2000: Phylogenetic relationships within the heterogeneous *Scirpus* s. lat. (Cyperaceae) inferred from *rbc*L and *trn*L-F sequences data. – In: Wilson, K. L. & Morrison, D. A (eds.): Monocots. Systematics and Evolution, 610–614. Melbourne.

Müller-Doblies, D., Stützel, T. & Weberling, F. 1992: A drepanium is not a cyme. – Flora 187: 61–65.

Munro, S.L. & Linder, H.P. 1998: The phylogenetic position of *Prionium* (Juncaceae) within the order Juncales based on morphological and *rbc*L sequence data. Systematic Botany 23: 43–55.

Novara, L.J. 1976: Contribucion al conocimiento de las inflorescencias de *Juncus* y su significacion taxonomica. – Kurtziana 9: 41–61.

Raynal, J. 1971: Quelques notes morphologiques sur les Cyperacées. – Mitt. Bot. Staatssamml. München 10: 589–603.

Simpson, D. 1995: Relationships within Cyperales. – In: Rudall, P.J., Cribb, P.J., Cutler, D.F. & Humphries, C.J. (eds.): Monocotyledons. Systematics and Evolution, 497–509. Kew.

Snogerup, S. 1993: A revision of *Juncus* subgen. *Juncus* (Juncaceae). – Willdenowia 23: 23–73.

Timonen, T. 1998: Inflorescence structure in the sedge tribe Cariceae (Cyperaceae). – Publications in Botany from the University of Helsinki 26: 5–35.

Troll, W. 1964a: Bericht der Kommission für Biologische Forschung. Botanischer Teil. – Akad. Wiss. Jahrb. 1963: 119–129.

– 1964b: Die Infloreszenzen. Bd. 1. Jena.

– 1968: Bericht der Kommission für Biologische Forschung. Botanischer Teil. – Akad. Wiss. Jahrb. 1967: 92–103.

– 1969: Bericht der Kommission für Biologische Forschung. Botanischer Teil. – Akad. Wiss. Jahrb. 1968: 95–106.

Vegetti, A.C. 1992: Typology of the inflorescence in species of *Schoenoplectus* (Cyperaceae) of Austral America. – Beitr. Biol. Pflanzen 67: 241–249.

– 1994: Typology of the inflorescence in species of *Isolepis*. – Beitr. Biol. Pflanzen 68: 21–26.

– & TIVANO, J.C. 1991: Inflorescence typology in *Schoenoplectus californicus*. (Cyperaceae). – Beitr. Biol. Pflanzen 66: 323–345.

VIERHAPPER, F. 1930: Juncaceae. – In: ENGLER, A. & PRANTL, K. (eds.): Die Natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl., 15a: 192–224. Leipzig.

WEBERLING, F. 1981: Morphologie der Blüten und der Blütenstände. Stuttgart.

Christian P. KÖBELE & Prof. Dr. Hans-Jürgen TILLICH, Institut für Systematische Botanik der Ludwig-Maximilians-Universität München, Menzinger Strasse 67, D-80638 München. Deutschland.

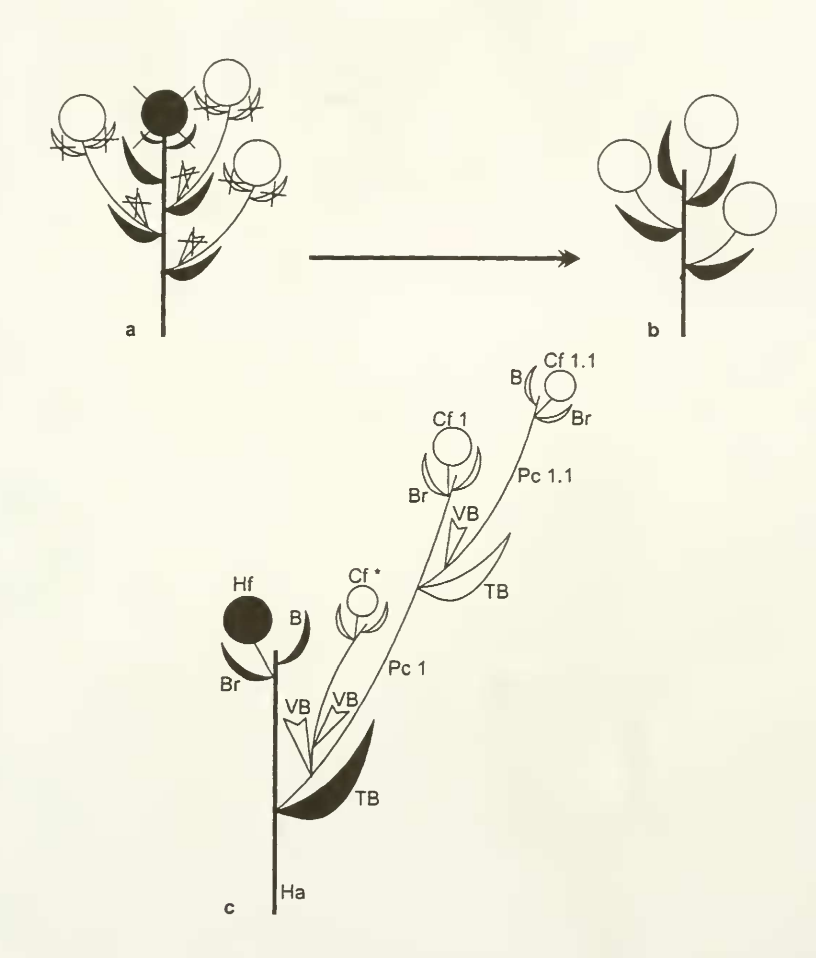
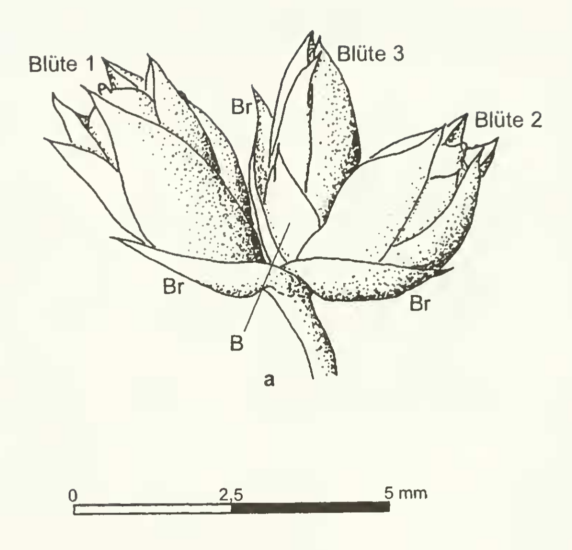
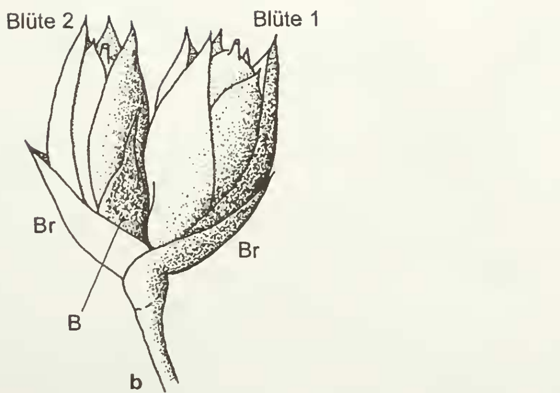


Abb. 1: a, b: Hypothetischer Übergang des Infloreszenzbaues von *Juncus* subgen. *Poiophylli* (a) zum subgen. *Juncus* (b) nach BUCHENAU (1890). **c**: *Juncus* subgen. *Poiophylli*. Verzweigungsschema mit Angabe der im folgendenText verwendeten Symbole. B: sterile Braktee; Br: fertile Braktee; Cf*: Cofloreszenz eines Paracladiums aus der Vorblattachsel; Cf 1 bzw. 1.1: Cofloreszenz eines Paracladiums 1. bzw. 2. Ordnung; Ha: Hauptachse; Hf: Hauptfloreszenz; Pc1 bzw. Pc 1.1: Paracladium 1. bzw. 2. Ordnung; TB: Tragblatt; VB: Vorblatt.

Fig. 1: a, b: Hypothetical transformation of the inflorescence type of *Juncus* subgenus *Poiophylli* (a) to that of subgenus *Juncus* (b) after BUCHENAU (1890). **c**: *Juncus* subgenus *Poiophylli*. Branching pattern with indication of symbols used in the following text. B: sterile bract; Br: fertile bract; Cf*: coflorescence of a paracladium originating from the axil of a prophyll; Cf 1. and 1.1: coflorescence of a paracladium of first and second order, respectively; Ha: main axis; Hf: main florescence; Pc 1 and 1.1: paracladium of first and second order, respectively; TB: pherophyll; VB: prophyll.





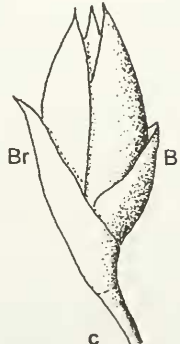


Abb. 2: *Juncus maritimus*. Armblütige Ährchen.
a: dreiblütig; b: zweiblütig; c: einblütig.
Beachte die sterile Braktee (B), die jeweils distal der zuletzt gebildeten Blüte steht!

Fig. 2: *Juncus maritimus*. Few-flowered spikelets.
a: three-flowered; b: two-flowered; c: one-flowered.
Note the sterile bract distal to the uppermost flower of each spikelet!

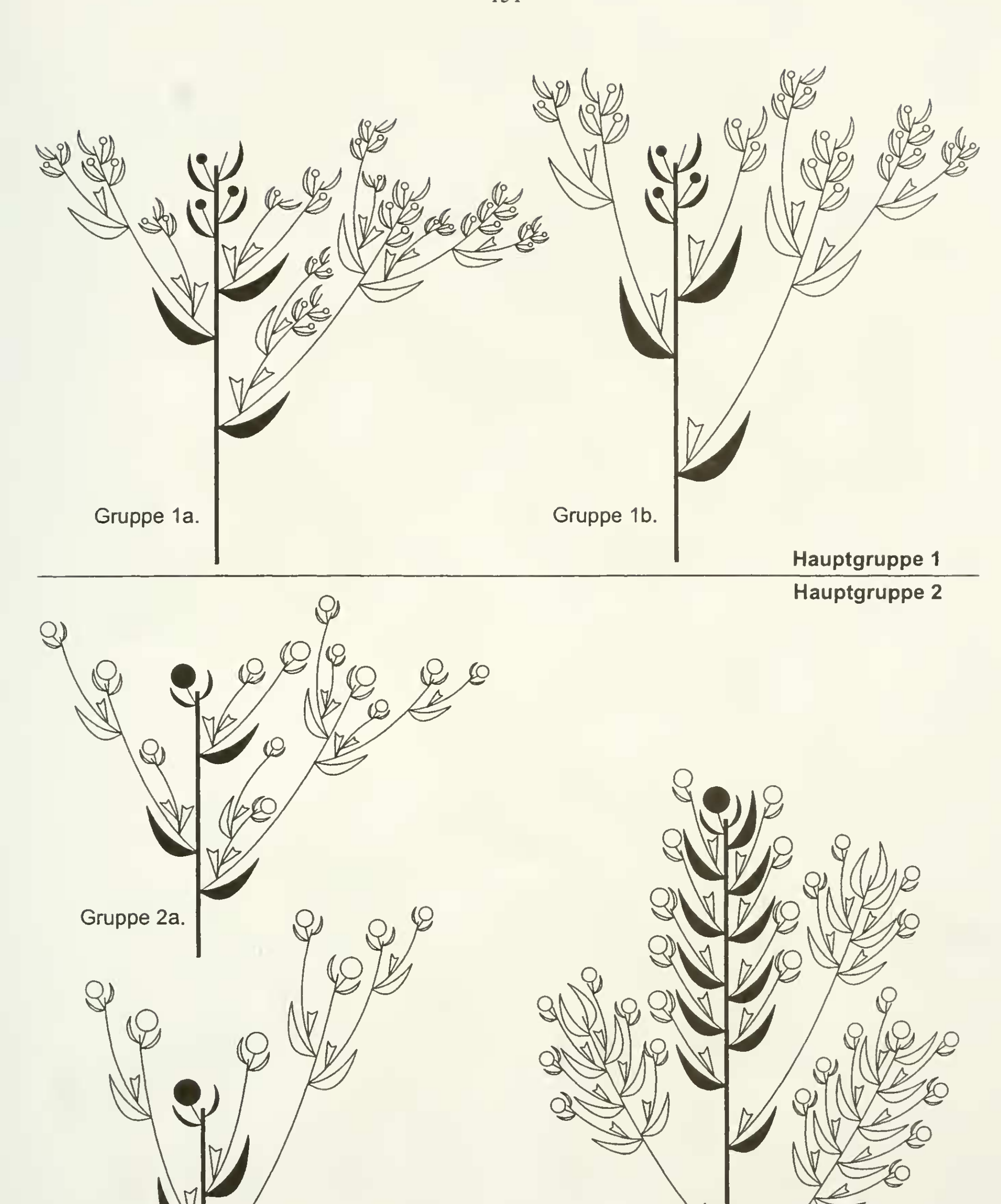


Abb. 3: Schema der Grundtypen des Infloreszenzbaues der Juncaceae s.l.
Oben: Infloreszenzen mit mehrblütigen Ährchen (Hauptgruppe 1);
Unten: Infloreszenzen mit einblütigen Ährchen (Hauptgruppe 2). Nähere Erläuterungen im Text.

Fig. 3: Basic types of inflorescence structure in Juncaceae s.l.
Above: Inflorescences with many-flowered spikelets (main group 1);
Below: Inflorescences with one-flowered spikelets (main group 2). Further explanation in the text.



Abb. 4: *Juncus maritimus*. Aufriss einer Infloreszenz.
Fig. 4: *Juncus maritimus*. Schematic elevation of an inflorescence.



Abb. 5: Infloreszenzen der Gruppe 1a.
a-d: *Juncus capitatus*. a: Typische Infloreszenz; b: Aufriss von Fig. a; c: Infloreszenz mit Verzweigung aus der Achsel des Vorblattes; d: Aufriss von Fig. c.
e, f: *Prionium serratum*. e: Teilinfloreszenz; f: Aufriss von Fig. e.

Fig. 5: Inflorescences of the group 1a.
a-d: *Juncus capitatus*. a: typical inflorescence; c: inflorescence with a branch from the axil of a prophyll; b, d: schematic elevations of figs. a and c. e, f: *Prionium serratum*. e: partial inflorescence; f: schematic elevation of fig. e.

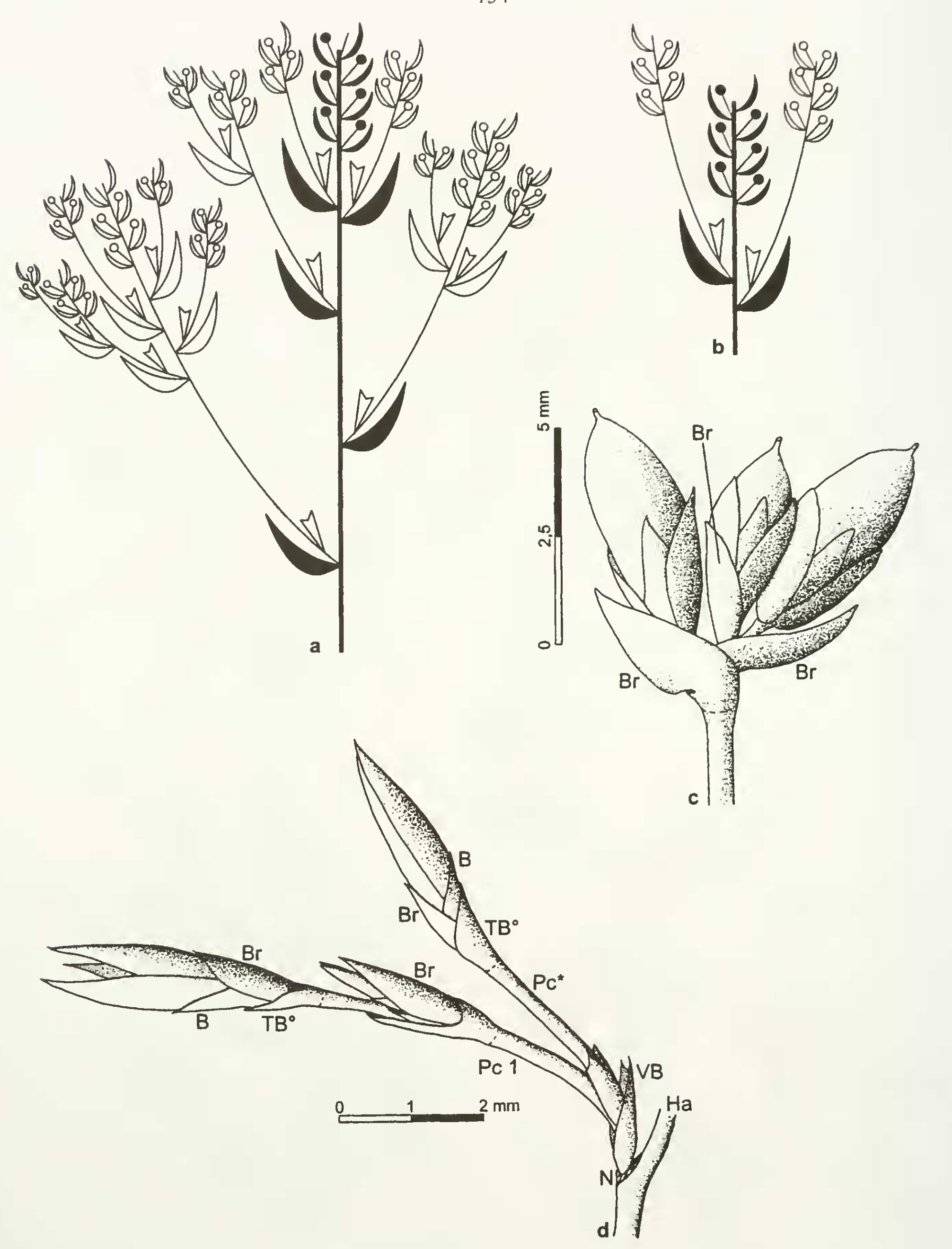


Abb. 6: a-c: Infloreszenzen von *Juncus* sectiones *Ozophyllum* und *Stygiopsis*. a, b: schematischer Aufriss der Infloreszenzen, a: *J. articulatus*; b: *J. castaneus*; c: *J. triglumis*, eine vollständige Infloreszenz, auf der Rückseite der dritten Blüte befindet sich eine sterile Braktee; d: *J. inflexus* (sect. *Juncotypus*), Paracladium mit Verzweigung aus der Vorblattachsel. Dicht unterhalb jedes Ährchens steht ein Tragblatt (Tb°) mit einer rudimentären Blütenanlage. N: Resektionsfläche des Tragblatts von Pc 1.

Fig. 6: a-c: Inflorescences of *Juncus* sectiones *Ozophyllum* and *Stygiopsis*. a, b: schematic elevation of inflorescences, a: *J. articulatus*; b: *J. castaneus*; c: *J. triglumis*, a complete inflorescence, on the back-side of the third flower there is a sterile bract; d: *J. inflexus* (sect. *Juncotypus*), paracladium with a branch from the axil of the prophyll. Closely below each spikelet there is a bract (Tb°) with a rudimentary flower bud in its axil. N: scar of the dissected pherophyll of Pc 1.

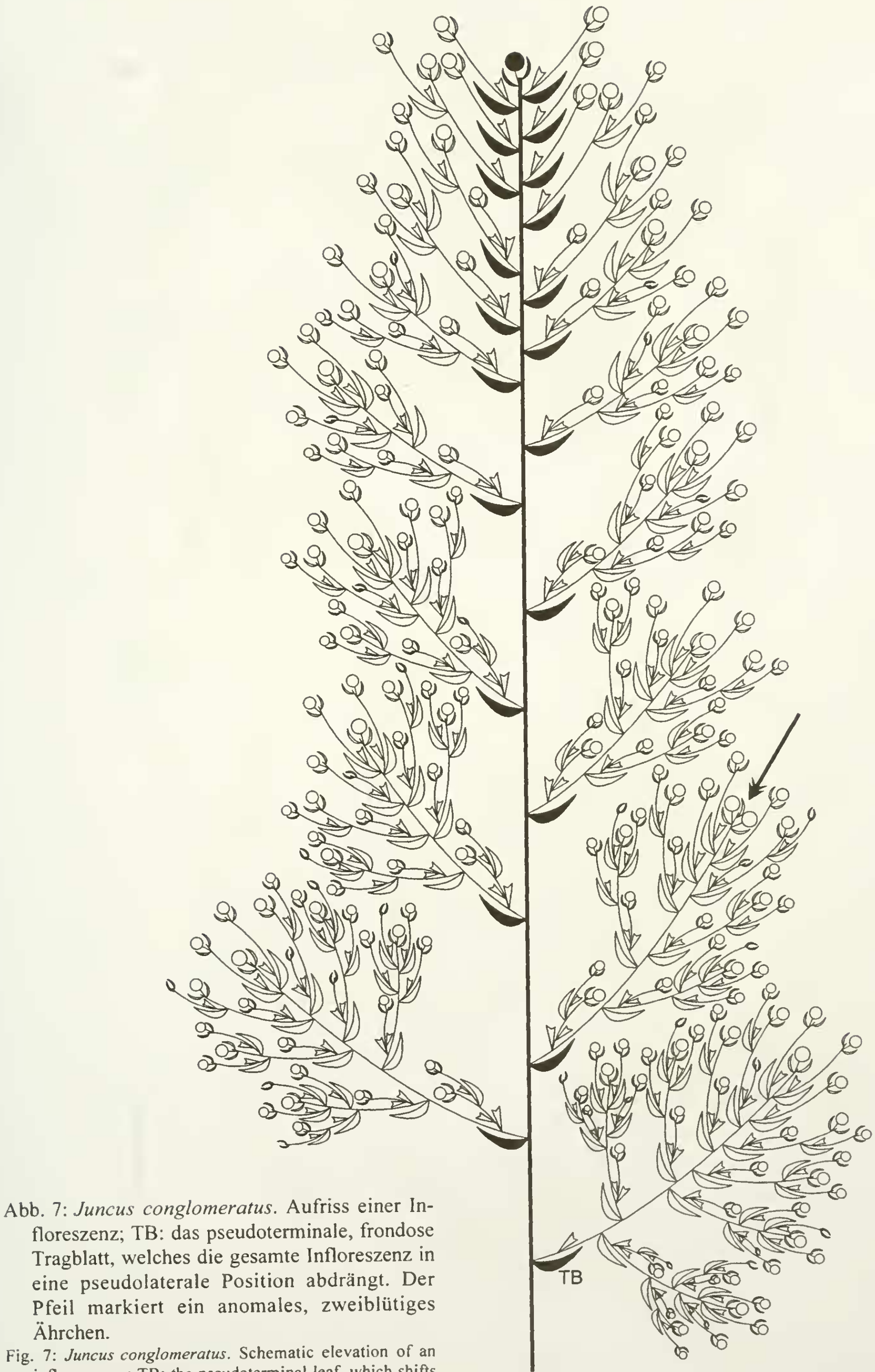


Abb. 7: *Juncus conglomeratus*. Aufriss einer Infloreszenz; TB: das pseudoterminale, frondose Tragblatt, welches die gesamte Infloreszenz in eine pseudolaterale Position abdrängt. Der Pfeil markiert ein anomales, zweiblütiges Ährchen.

Fig. 7: *Juncus conglomeratus*. Schematic elevation of an inflorescence; TB: the pseudoterminal leaf, which shifts the complete inflorescence into a pseudolateral position. The arrow marks an abnormal, two-flowered spikelet.

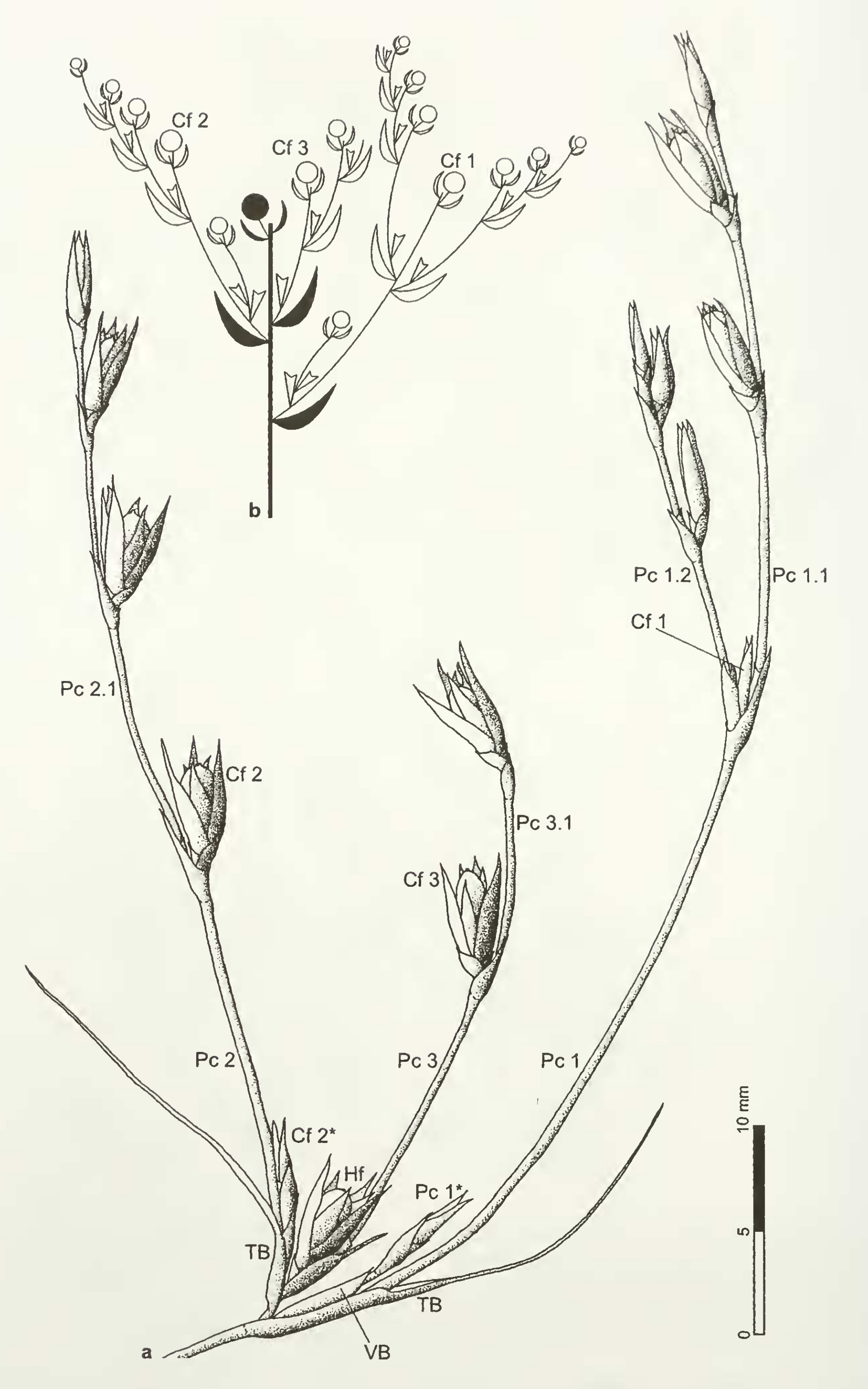


Abb. 8: *Juncus bufonius*. a: distaler Bereich einer Infloreszenz; b: das dazugehörige Aufrissdiagramm.

Fig. 8: *Juncus bufonius*. a: distal region of an inflorescence; b: schematic elevation of the same object.

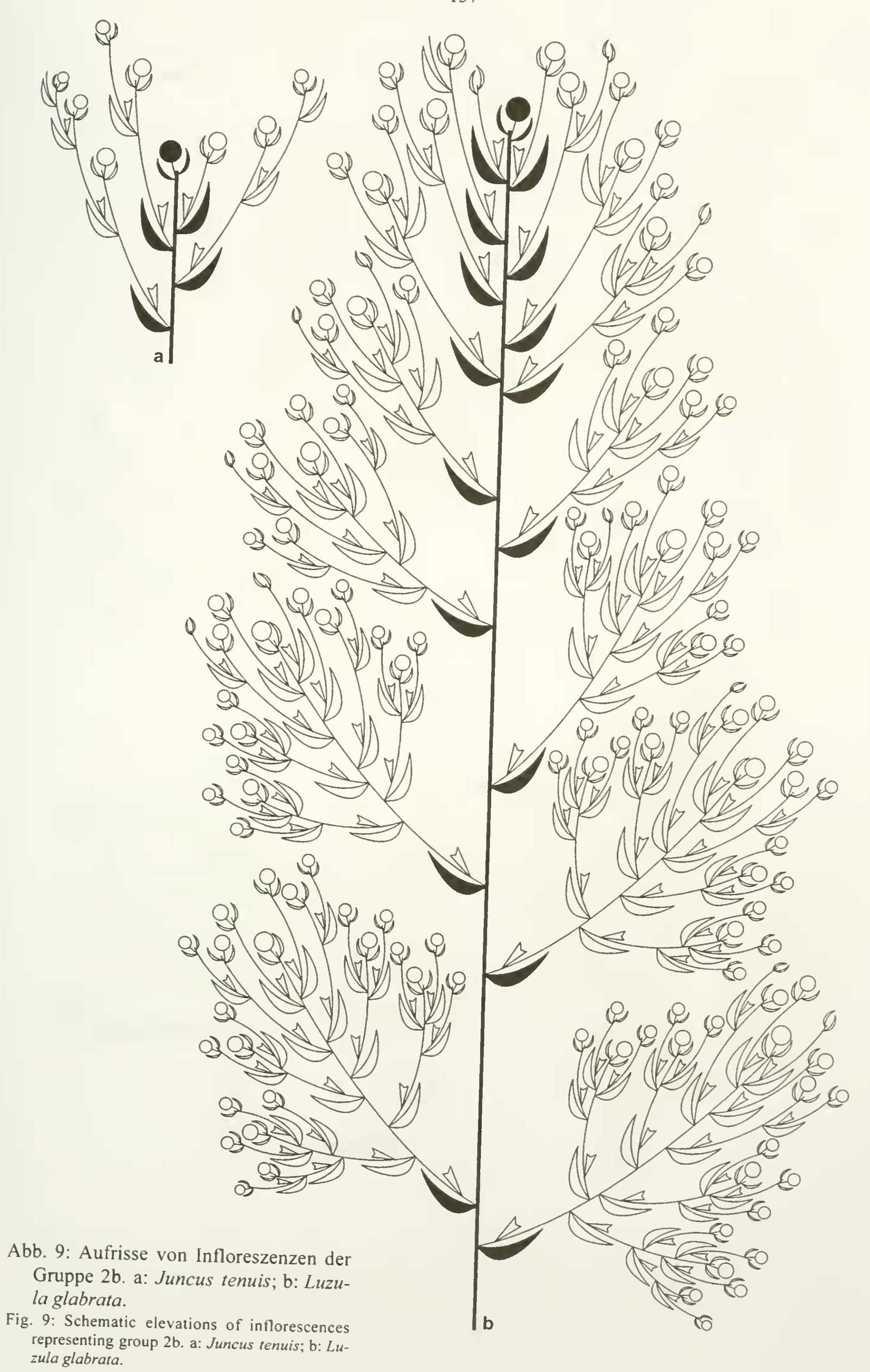


Abb. 9: Aufrisse von Infloreszenzen der Gruppe 2b. a: *Juncus tenuis*; b: *Luzula glabrata*.

Fig. 9: Schematic elevations of inflorescences representing group 2b. a: *Juncus tenuis*; b: *Luzula glabrata*.

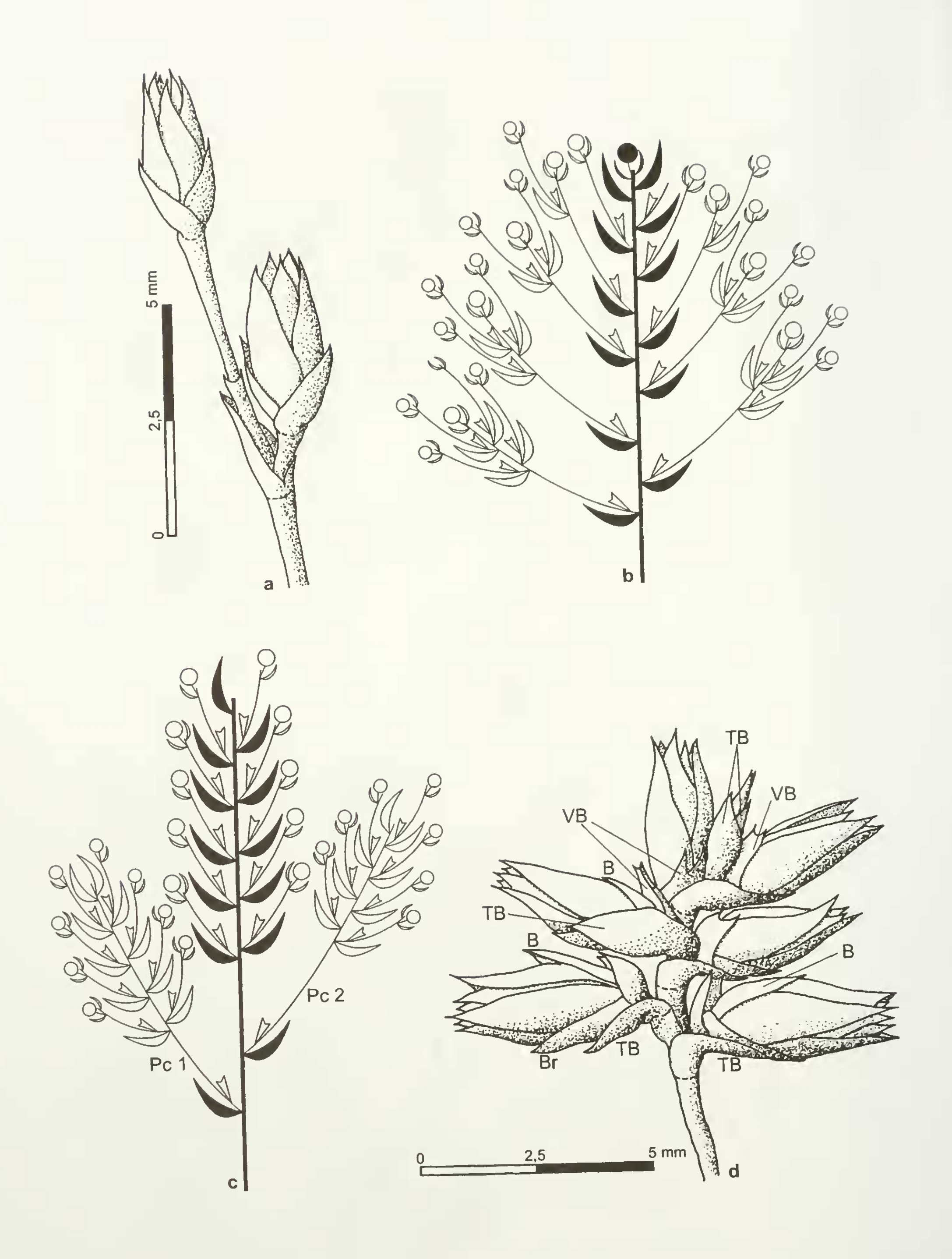


Abb. 10: Infloreszenzbau bei *Luzula*. a, b: sect. *Pterodes*. a: *L. pilosa*, Detail der Verzweigung; b: *L. forsteri*, Aufriss einer Infloreszenz. c, d: sect. *Gymnodes*. c: *L. campestris*, schematischer Aufriss einer Infloreszenz; d: Pc2 im Detail.

Fig. 10: Inflorescence structure in *Luzula*. a, b: sect. *Pterodes*. a: *L. pilosa*, detail of branching; b: *L. forsteri*, schematic elevation of an inflorescence. c, d: sect. *Gymnodes*. c: *L. campestris*, schematic elevation of an inflorescence; d: Pc2 in detail.

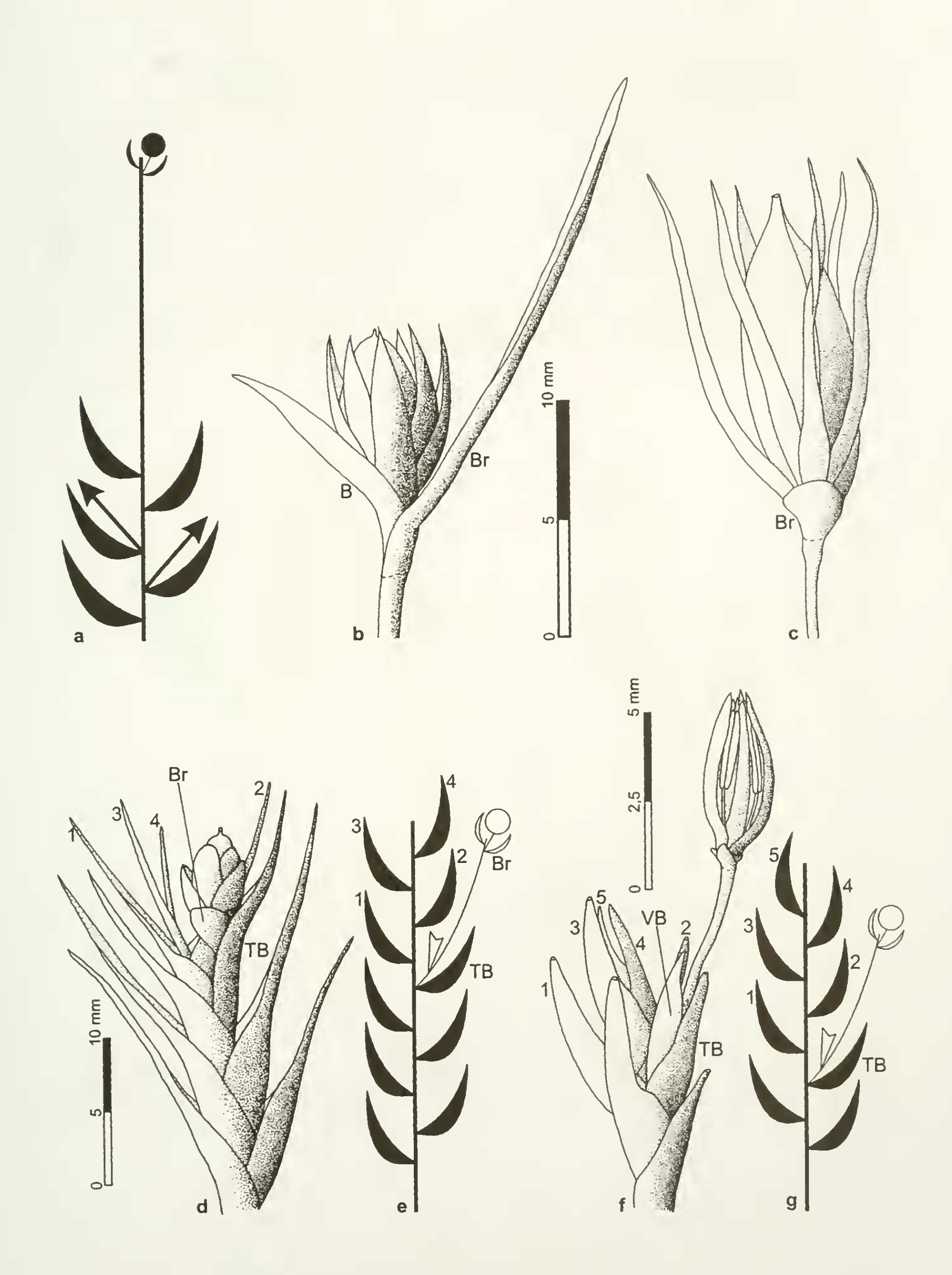


Abb 11: Infloreszenzbau südhemisphärischer Juncaceae. a, b: *Rostkovia magellanica*; c: *Marsippospermum grandiflorum*; d, e: *Oxychloe andina*; f, g: *Distichia muscoides*. Nähere Erläuterung im Text.

Fig. 11: Inflorescence structure in south hemispherical Juncaceae. a, b: *Rostkovia magellanica*; c: *Marsippospermum grandiflorum*; d, e: *Oxychloe andina*; f, g: *Distichia muscoides*. Further explanation in the text.

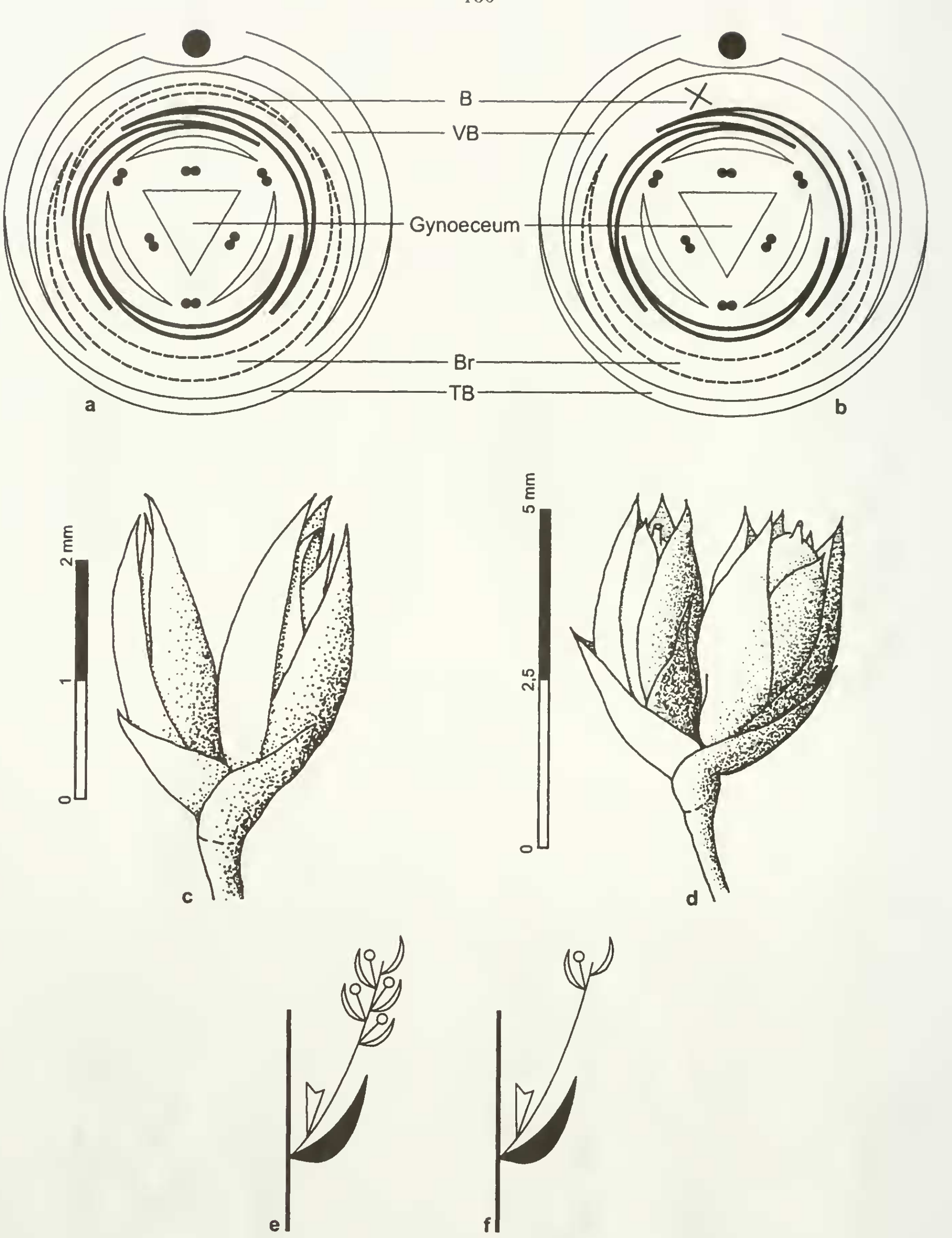


Abb. 12: Ährchenbau bei Juncaceae und Cyperaceae. a, b: *Luzula campestris*, Ährchen-Diagramme. a: Ährchen mit zwei Brakteen; b: obere Braktee ausgefallen. c, d: armblütige Ährchen von *Juncus*. c: ausnahmsweise zweiblütiges Ährchen von *J. conglomeratus*. Die sterile obere Braktee befindet sich auf der vom Betrachter abgewandten Seite. d: Auf zwei Blüten verarmtes Ährchen von *J. maritimus*. e, f: Ährchen von Cyperaceen, schematisch. e: *Eleocharis*; f: *Cyperus* (nach EITEN 1976, S. 83, geändert).

Fig. 12: Spikelets in Juncaceae and Cyperaceae. a, b: *Luzula campestris*, diagrams of spikelets. a: spikelet with two bracts; b: the upper bract is missing; c, d: few-flowered spikelets in *Juncus*. c: unusually two-flowered spikelet of *J. conglomeratus*, the sterile bract is at the back of the spikelet; d: impoverished, two-flowered spikelet of *J. maritimus*. e, f: spikelets of Cyperaceae, schematically. e: *Eleocharis*; f: *Cyperus* (after EITEN 1976, p. 83, modified).

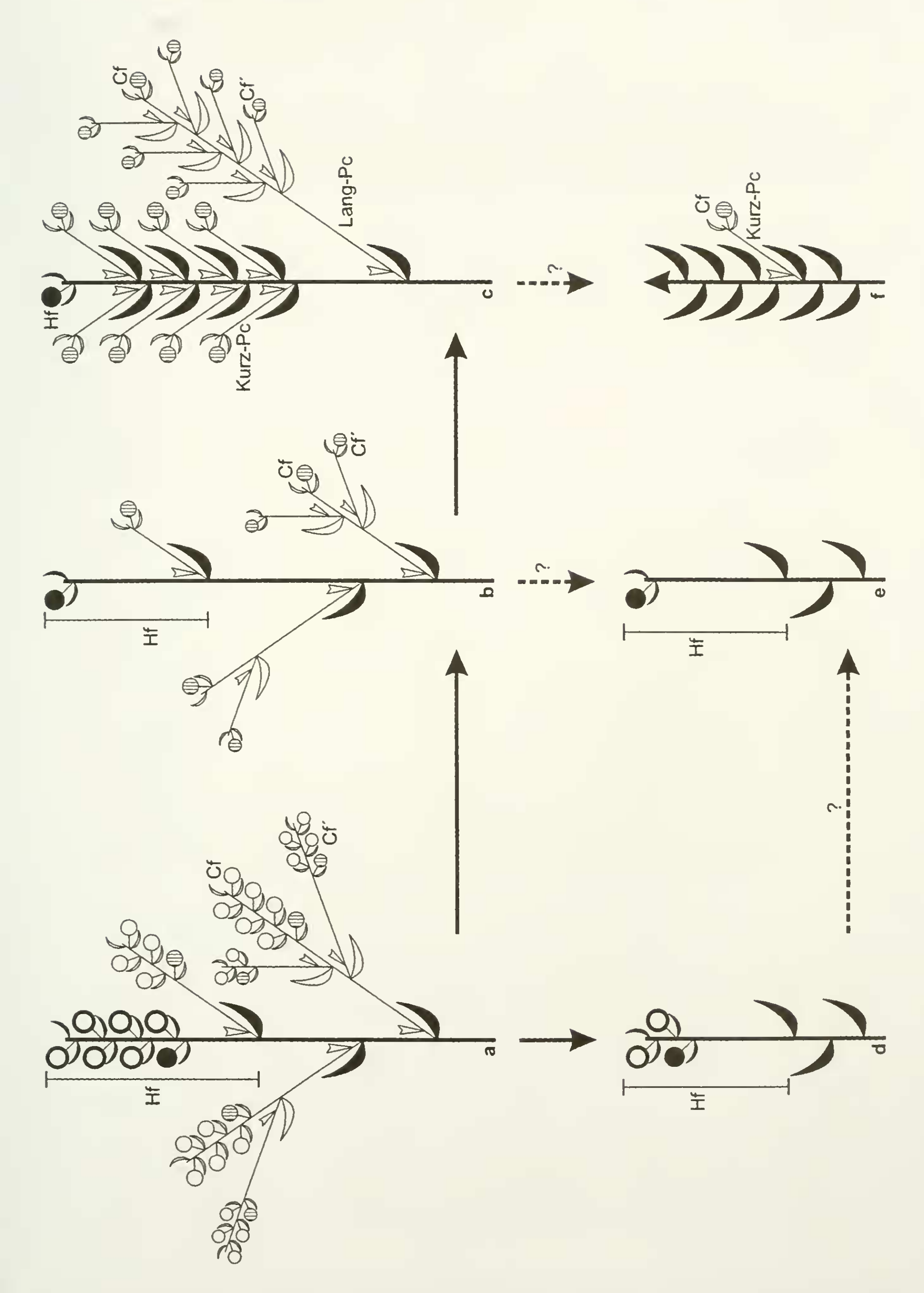


Abb. 13: Vermutete Beziehungen zwischen den Infloreszenz-Typen der Juncaceae. Nähere Erläuterung im Text.
Fig. 13: Supposed relationships between inflorescence types of Juncaceae. Further explanation in the text.